

前 川 文 夫*: 欠けることによる進化の多面性**

Fumio MAEKAWA*: Manysidedness in the evolution
through reduction

生物の進化は今日疑う余地はなく、進化の要因についてもいくたの説がでている。しかも、広い意味での形態とその荷い手との関連を進化の目でとらえようとした試みは今までほとんど遺伝子説によつて説明されるが、それは遺伝子を中心とし突然変異によるその変化と増加の二面に重点を置き、その一部に修正としての遺伝子組合せの変化を添えていると要約できよう。そして遺伝子の集積は染色体とされている。すでに古く Delaunay (1926) はムスカリで染色体の形の短縮があること及びその極端な場合には染色体数の減少を来すことを述べ、形態の荷い手の減少がありうることを暗示したが一般の注目をひかなかつた、1947 に Babcock が *Crepis* のモノグラフ及び遺伝核学的集成を發表した節に明瞭に古型 (たとえば *C. kashmirica* など) に於て染色体が多数且つ大型であるのに対して、若い種類 (たとえば *C. fuliginosa* など) では極端に染色体が少数且つ小形であることを発見し、また多数の中間の種類がこの両極端の中間の数と大きさの染色体を持つ事実を認めて、進化が染色体の減量と平行していること、すなわち、遺伝子の減少が進化を結果したことを述べたのは従来の知見への大修正であつた。しかしこの説明には若い種が古い種よりも形質上小形また簡單化している事実に重点をおき従つてこれを形質の減少の場合として理解したが、形質全般の在り方として一般化をすることはしなかつたし、その後もそういうことはほとんど試みられていない。

私は大分以前から遺伝子説の粒子的な物の考え方にききたりぬものを感じ、その理解に苦慮したが、Babcock のえた明瞭な事実をも結局は一般化できないのは遺伝子説の欠陥と考えざるをえないので 1954 に本誌で一つの考察を試みた次第であつた。

そこでは、(1) 生物の示す広義の形態 (そこでは形質といつてゐる) には、粒子的形態の外に、それらの荷い手を含めての多数の荷い手 (これを遺伝子といつてもよいが論旨が混淆する恐れがあるので構造単位分子或いは構造ブロックとよんだ) が、ある種類とある数とある排列とを持つことによる秩序的形態とがあること及びこの後者の方が遙かに個々の群の基盤となる構造を荷うものであること、及び (2) 秩序的形態はその荷い手全体の綜合効果であるから、荷い手の量の増減、種類の変動、排列の変化のいずれが起つても全体効果としての秩序的形態の変化がもたらされるが、特に第三の排列の変化がより重大で、その結果、進化としての多様性が充分起り、これこそ進化の本すじであるとの二点を強調したのであつた。

* 東京大学理学部、附屬植物園及植物学教室、Botanical Gardens and Institute, Faculty of Science, University of Tokyo, Tokyo.

** 文部省科研費、総合研究費 (種の分化に関する研究) によ 3 研究。

その上で倍数性を基盤に加えた植物の進化について述べたが、動物については簡単にふれたに過ぎない。しかし生物の進化は植物、動物ともにみられる共通な基本的現象であるから、両者に共通する機構があつてしかるべきである。

其の後、この植物と動物とにおける進化しようという形質（広義の形態の一部でありこれを進化性 [evolutional capacity] と呼ぶべきであろう）は生物の重要な形質で、細胞段階の形態の鞭毛に多面性が存在するごとく、これにも2つの多面性がある（即ちこの場合は二面性である）ことが見出されたのでそれをここにのべたい。

細胞段階の生活相を中心にして全生物をみた時、基礎的な鞭毛、アメーバ、及び包膜の三つの基本生活相があること、多細胞体はこれの集合体としての発展段階としてみることができ、その場合動物群は第二のアメーバ相の変形集積としての裸出生活相のはめ込み式で成立しているのに反し、植物群は第三の包膜相の変形としての二次包膜相が集積した積み重ね式で成立していることは私が1947に述べて以来、今日幸に受け入れられるに至っているが、これは体制成立上の大きな二面性である。

核と細胞質との分化は、細胞段階における内外の分化の産物であつて、進化史的には無核段階より後成的なものであることは論をまたないが、この核の変形として染色体群を受けとるならば染色体群と細胞全体は生物に普遍的な同時に基礎的な内外の分化である。また動物では胚葉の区別を陥入によつて生じ、それから由来する組織は鮮やかな分化を示している点で、これは組織段階における内外の分化であるといえよう。一方植物では積み重ね式の体制はある量の積算が出来てはじめて、細胞膜の存在による利点と不利点とが調節され、この事は主として、陸上生活を得た、或は余儀なくされた後にはじめて内外の分化として発展し、内者が維管束の成立の形をとつたのである。即ち動物にはるかにおくれて、内外の二重性を獲得したのはその根本の積み重ね式の弱点の克復に長時間を要したことを示し、しかもえた二重性の分化は栄養関係の物質の移導装置という点では動物に対して二面性を呈するともいことができる。余談だが動物ではさらに内外二胚葉の間に中胚葉を生じた三重性になつてはいるが、この中胚葉の成立にあつて原腸腔由来の中胚葉とテロプラスト由来の中胚葉とをつくつていて、これも中胚葉における鮮やかな二面性である。

これらを表示すると下のようになる。

表 1. 動物と植物とにおける内外分化の様式比較

細胞段階		組織段階	
		動物（はめ込み式）	植物（積み重ね式）
外	細胞質体	外胚葉 後に三重性として中胚葉が加わる 内胚葉	基本組織 管束
内	核染色体群		

ここで重要なことは動物と植物とでは内外の分化に当つても本来のはめ込み式と積

み重ね式との二面性を十分に反映していることである。かくてかくまでに強固な体制上の二面性は細胞段階に於ても或は見られるのではないかの考えに到達する。核と細胞質体との分化そのものには目につく程の差を見出すことはできない。もちろん植物での葉緑体の分化という点はこれは重大な原形質の分化上の相違であるが、体制上の二面性との結びつきは偶然的なものであろう。少くとも今のところはそういう外はない。しかし、眼を核の内容即ち染色体群に転じて見ると、ここはかなり明瞭な異なる事実を発見し、それが上述の二面性と結びつく時一層の確からしさを提示するのである。

動物も植物も、進化に直接関連を持つのは生殖細胞であるがその形成位置についてみると、かなりの相違がある。即ち前者では比較的早期に体細胞から分離した生殖細胞群から由來すること及びその母細胞群が母体内に深く内蔵されていて、外部的影響から遠ざかっている。しかるに植物では一般に生殖細胞は盛んに分裂をつづける分裂組織のほとんど最終産物といつてよい位の後の時間にでき、しかもその母細胞群を作つてからも、またその分裂組織の時代にも長時間にわたつて外部の影響を受け易い状態にある。この事は当然生殖細胞中の染色体への影響の結果として種々の変化を惹起しうるのであることは容易に想到されるところであり、同一群（種或はそれ以下）に、多数の倍数性や異数性がみられる事からしても十分うなずかれる。

さて動植物ともに染色体群は私のいう構造ブロックから出来ているのであるが、それ等は一つにまとまつて、いわば1個の染色体となつておつて何等差支えがないはずである。事実、もつとも重要な生理作用を営んでいるいわゆる静止期の核内では十分にからみ合つた立体構造をしている。それだから広義の形態の発現が可能なのである。では染色体の形態、いわば線状構造を何故とるかという、有糸核分裂や減数分裂の際における内容の均分性と自由な交換性を十二分に發揮するに便宜だということのために過ぎない。しかしそれがその都度きまつた形態の染色体となつてくるといふ驚くべき保守性は、それが発達して來た経過を示す歴史性と共に相当程度以上の秩序的形態発現機構としての構造ブロックの排列様式がみだりに変えることを許さないという宿命につながるものである。

この歴史性と排列の宿命の故に生物の進化の様式、同時にその基底をなす染色体の進化の様式も関連して來なければならぬと考えるのである。

植物では普遍的な特徴として染色体の倍数性が著しい、これは進化の結果でもあるが、同時にその機構の一部にタッチしているであろう。前述したように、植物体の生殖母細胞群の形成過程は種々の外因による染色体の変化を受け易いことを十分に示すし、一旦生じた変化は体制が動物にくらべて簡単な植物では全体のバランスの破綻を來たす危険は著しく少ない。事実人為的に作られる倍数体の例でみるようにその頻度は高く、また染色体の倍化は著しい不調和を植物にもたらさない。それらの原因にも増して重要な点は染色体群を単位とする積み重ね法式がすなわち倍数性の獲得になるという

ことである。核の段階に於て植物的なる群はすでにその内に本質としての積み重ね法式が存在し、(或は出現しといつてもよい)、これが多細胞段階に入るに及んでも、体制の構成に、内外の分化に十分に反映して行つたとみられるのである。ただ倍数性だけでは人為的に作った倍数体で示されるように多くは単なる形態の量的増大或は減少を若干示すにすぎない。従つてそれだけでは小さな群の進化は説明しえても大群の成立までに拡張はできぬ。しかしここに秩序的形態の発現機構を導入するならば、そこに無限に近い変化の発足が期待される。すなわち、主に構造ブロックを少しづつ欠失することによつて、多彩の秩序的形態は次から次へと目まぐるしく、しかも全くの唐突さはなしに(もちろん一部の唐突さは当然ある)順次に変化して、それに応じて群は変化し且つ新生されて行くことになる。その場合にははじめの染色体群における将来の変化の幅と後に倍化された染色体群の将来における変化の幅とは、後者の方が理論的にいちじるしくひろいことはうなづけるところである。もちろん単に欠失だけにとどまらず、一部の染色体が入ることもあるだろうし(定数外のb染色体やいわゆる破片の入っている例はこの事を示す、もつともこの破片が欠失の最後の段階だという場合もありうる)、増加することも否定できない、しかし最大数の経過は染色体の構造ブロックの種々な外部的原因(高温、低温、変温等の物理的刺戟、放射線、化学的刺戟等)による破壊、その結果としての欠失、そしてその度に構造ブロックの種類と数とそして排列の変化となり、全体に現われる総合効果としての全形態の種々な程度と様式の変化であろう。要約すれば植物では進化方式として構造ブロックの欠失によるが、その基盤として染色体群の積み重ね法式としての倍数体の惹起が充分な素地を提供していると見られるのである。

欠失と倍化とが何によつて起るかは、内部的原因も否定できないが、それよりも外部的原因の方がはるかに大きくいいてよい。

一方動物ではどうであろうか、植物にみられた欠失による染色体群の変化とみられる例がやはり知られていて(例えば小熊及吉条のサナエトンボの例など)、恐らくはこれも普遍的な機構であろう。少くとも欠けることによる形態発現は植物と同じでも矛盾を生じない。問題はその基盤の提供がなに行われるかである。倍数性がきわめて珍らしいことは植物とは別の機構の存在を暗示する。高等な類で染色体が一般的に多いことは染色体が増加の傾向を持つことも暗示する。一方植物が染色体群に対して積み重ね法式を採つた(逆に積み重ねをとつたのが植物になつたのだ)とすれば、動物にはそれに対する二面性としてのはめ込み方式がとられたのではないかとの可能性が考えられる。動物は体制が複雑であるから倍数性になるような急激な、階段的飛躍は体制上たとえ生じても持続を許さないであろう。せいぜい構造ブロックの個々の散発的な附加、即ち構造ブロックが細胞分裂にあたつて二分する場合にきれいに分れることを仕損じるために一方に増量される方法で増加するであろう。こういうことの繰り返しが行われれば行われる程構造の基盤は豊かに準備されることになる。この附加はごく小規模であるから全

体のバランスを破壊するには到らず、よく残りえて次の世代へつづくことができよう。そしてこの方式は染色体個々の内への部分の挿入であつて、限られた外胚葉という空間中に内及中胚葉が入つて体を作るつめ込み方式に合致した方式が染色体という限られた空間に於ても行われている事である。もしもこの推定が当つていれば動物では、つめ込み方式で染色体群の内容を豊かにする一方、植物と同じく構造ブロックの欠失によつて、同時に総合効果としての全形態に変えず変化を生じ、結果として進化が成立すると思われる。これは推定である、まだ実験的に証明はできない。しかし生物全般を通じての存在様式からみてこうあることが一番すべてを矛盾なく解決できると考えるものである。

即ち進化の機構は二段階のくみ合せである。第一は形態の荷い手の増加であり、第二は形態の荷い手の減少である。後者は動物及植物を通じて共通しているが、第一段については二面性を示し、動物では、はめ込み方式で専ら構造ブロックの少量づつの染色体内への増加という様式をとるが、植物では積み重ね方式で染色体群全体の倍数的増加という飛躍的方法で、欠失に対する基盤を準備する。そしてこの両者共に構造ブロックの種類と数と排列（近似値的には染色体全量の秩序的組合せ）との総合効果としての全形態の成立という秩序的形態を認めることによつてはじめて全体が理解されるのである。

We have several examples in which advanced species have often lesser quantity of chromosome than primitive one. Babcock also obtained the same data in *Crepis* (1947), and tried to explain its evolutionary meaning as the parallel decrease in the number of characters and genes combined with them. But in the author's opinion, this explanation verified only for the character through particles and the other ones through orderliness have not yet been solved, while the latter seems to be more important morphologically in broad sense.

Concerning the relationship between the calliers and the characters through orderliness, the author proposed a new hypothesis, 'reduction hypothesis' in a paper in this Journal 1954. According to this hypothesis, the morphos (total sum of characters) is composed of two different kinds of characters, mentioned above. The characters through orderliness are the total synthetic effect between the kinds of, numbers of, and especially constitutional interrelationship (i. e. orderliness) of all calliers (constitutional blocks). Any kind of change arose in these three components, even if only restricted in the latest one, will allow to cause the potential change, often to compound one from simple one, in the synthetic characters in organism. And, the principal evolution has been brought by these phenomena, principally carried out by the gradual (in strict sense, very minutely discontinuous) change in

characters through orderliness as the result of the decrease in any callier or calliers, caused by its or their missing or breakage induced chiefly by physical or chemical action of environment.

Evolution can be analyzed as the synthetic result of two different kinds of mechanism. The one (A) is the preparation of sufficient materials before to be reduced, and the other (B) is the reduction itself. The reduction hypothesis was prepared for (B) and its pattern of action is similar in both plant and animal. As to (A), the author insists its many-sidedness (in this case, two-sidedness). In a tendency in the formation of organization, plant has one distinct pattern of piling type, and as the piling pattern in chromosomal stair, there can be found polyploidy. Owing to the rather simple and flexible organization of plant, and at the same time, by the situation of meristematic parts, from which reproductive cells are produced, preferable to receive any effect of environment, plant may often safely receive its polyploidy for the starting base to the later reduction.

While the one of the two-sidedness, the filling pattern, which is ordinary type in animal, is reflecting also to its chromosomal stair. It is quite natural to consider that the multiplication of callier or calliers brought by the limited failure in separation after the formation of each replica for calliers. Large and sudden increase, such as polyploidy in plant, will induce fatal unbalance to delicately complicated organization in animal.

Tab. 1. Principal tendency in plant and animal

	Type of organization in tissue-formation	Type in differentiation	Mechanism in evolution	
			A Preparation of material	B Creation of new character
Plant	Piling pattern in GII-phase	Piling at the stelar formation	Piling in chromosomal set, i. e. polyploidy and its slow repetition.	Reduction hypothesis. Reduction by missing or breakage of calliers induced principally by the physical or chemical action from environment.
Animal	Filling pattern in G-phase	Filling as dermal layer formation	Filling in chromosome itself, i. e. a small limited increasing insertion caused by the failure of separation after the formation of their replica and its frequent repetition.	

References

- Babcock, E. B. 1947 The *Crepis*, pt. 1. Univ. Calif. Publ. Bot. **21**.
 1953 Life phase concept in cell stage. Journ. Jap. Bot. **28**: 105-112.
 1954 Characters and their calliers in organism. *ibid.* **29**: 65-72, 133-142.
 Darling-ton, C. D. 1956 Chromosome botany.